

УДК 576.895.42

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ОНТОГЕНЕЗА У КЛЕЩЕЙ-ПАРАЗИТЕНГОН (ACARIFORMES: PARASITENGONA)

© А. Б. Шатров

Сложный онтогенез акариформных клещей субкогорты *Parasitengona* с покоящимися стадиями проанализирован с позиций оценки характера и степени редукции предличинки, а также разницы в пищевой специализации ранних и поздних стадий индивидуального развития. Показано, что у этой группы клещей разница в пищевом поведении личинки и взрослой фазы обеспечивает определенную степень редукции первой стадии постэмбрионального развития — предличинки, стабилизацию онтогенеза и морфологический консерватизм активных дейтонимф и взрослых клещей. В свою очередь, степень редукции предличинки жестко фиксирована и целиком определяется характером онтогенеза в каждой конкретной группе клещей. Редукцию предличинки нельзя отождествлять с эмбрионизацией, которая может иметь место лишь в том случае, когда предличинка окажется морфологически неотделимой от эмбриона, что для большинства групп акариформных клещей не является доказанным.

Исходный онтогенез акариформных клещей (отряд *Acariformes*) включает помимо эмбриона, который часто ассоциируют с яйцом, также шесть активных постэмбриональных стадий, или возрастов, которые в дальнейшем в силу различных адаптационных процессов дифференцируются на две личиночные стадии (фаза личинки), три нимфальные (фаза нимфы) и половозрелую стадию (прозопальная, или фаза взрослого организма) (Вайнштейн, 1978; Kethley, 1982, 1990а, 1990б). Считается, что магистральной эволюционной тенденцией является сокращение сроков онтогенеза, что выражается в подавлении и редукции свободноживущих стадий (Knülle, 1961; Вайнштейн, 1975, 1978), которое осуществляется различными способами.

Характер раннего эмбриогенеза в мелкого размера яйцах, обогащенных желтком, приводит к временной редукции IV пары ног у личинок (Дубинин, 1959) и к их гетероморфизму, выраженному в большей или меньшей степени в разных группах тромбидиформных клещей (подотряд *Actinedida*). Одновременно с этими процессами обогащение яиц желтком приводит к афагии первой личиночной стадии, утрате ею ряда функций и к ее так называемой «эмбрионизации», т. е. укороченному существованию этой стадии, получившей название предличинки и в той или иной степени регрессированной, под яйцевой оболочкой (Ланге, 1960; Ситникова, 1960, 1978). При этом широко распространена точка зрения, что у акариформных клещей по мере специализации разных групп предличинка приобретает все более эмбриональный характер (Ланге, 1960; Вайнштейн, 1977, 1978) и происходит постепенный перенос личиночных возрастов из постэмбрионального периода в эмбриональный (Reuter, 1909). В последнее время вообще считается, что предличинка клещей — это целиком эмбриональный, так называемый «плодный» (foetal), непитающийся и неактивный возраст наряду с такими же предличинками некоторых других групп паукообразных (Canard, Stockmann, 1993).

Морфологическая редукция предличинок у большинства *Acariformes* рассматривается как признак онтогенетического ускорения (accelerated development) (Kethley, 1991), который считается эволюционно прогрессивным признаком в общей

динамике онтогенеза (Reuter, 1909; Grandjean, 1938; Knülle, 1961; Böttger, 1977; Kethley, 1991). С этих же позиций оценивается и независимое возникновение и существование покоящихся нимфальных стадий (прото- и тритонимфа), или «*alternating calyptostasy*» (Kethley, 1991), в онтогенезе свободноживущих *Neonanorcheses* (*Nanorchestidae*), паразитических *Pterygosomatidae* и гетероморфных *Parasitengona*. В последнем случае это явление признается наиболее сложным, поскольку происходит при наличии гетероморфных паразитических личинок и свободноживущих достаточно консервативных и часто крупных дейтонимф и взрослых клещей (Kethley, 1991).

В предыдущих публикациях (Шатров, 1991, 1993) онтогенез и характер его стадийности у членистоногих, в частности у тромбидиформных клещей, были рассмотрены в основном с функционально-морфологической точки зрения. В настоящем сообщении на основе изложенных общих представлений о закономерностях онтогенеза предлагается его эволюционный и эколого-физиологический анализ у клещей-паразитенгон, при этом особое внимание уделяется характеру раннего онтогенеза.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ И ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РАННЕГО ОНТОГЕНЕЗА В ИХ ВЗАИМОСВЯЗИ С МОРФОЛОГИЕЙ ВЗРОСЛЫХ ФАЗ

Обогащение яйца желтком и прогрессивная редукция предличинки, как было выше показано, есть выражение общей эволюционной тенденции к дальнейшей и в перспективе полной эмбрионизации первой личиночной стадии и к возможной афагии личинки II, или просто личинки, что привело бы, таким образом, к прогрессивному сокращению сроков онтогенеза. Действительно, у краснотелковых клещей (сем. *Trombiculidae*) даже при наличии умеренно регрессированной предличинки подвижная голодная личинка должна пройти определенный срок послелиночного доразвития до достижения функционально активного состояния. Это связано с утилизацией эмбрионального желтка в гигантских пищеварительных (энтодермальных) клетках, которые в отсутствии специализированных вителлофагов приобретают функцию резорбции желтка, что происходит уже на личиночной стадии развития. Таким образом, этот процесс переносится на вторую, а считая с яйцом (эмбрионом), — на третью стадии онтогенеза. Естественным следствием этого было бы умеренное питание самой личинки, как это имеет место, например, в случае *Speleorcheses poduroides* Hirst (*Nanorchestidae*), у которых предличинка активна (Schuster, Pötsch, 1988), а морфология взрослого организма мало отличается от морфологии личинки. Последнее наблюдается у многих групп *Acariformes*.

Краснотелки, однако, как и другие *Parasitengona*, попали в онтогенетическую ловушку. Их личинка, несмотря на явные предпосылки к афагии, вынуждена усиленно питаться, чтобы достичь соответственных крупных размеров активных дейтонимф и взрослых клещей. В целях достижения больших линейных размеров постларвальных стадий личинка развивает гребневидную кутикулу, которая расправляется в процессе паразитического питания на позвоночных и беспозвоночных животных. В отличие от личинки дейтонимфы и взрослые формы краснотелок, тромбидиид (сем. *Trombidiidae*) и других более мелких по численности групп наземных паразитенгон, обитая в почве и ведя хищный образ жизни, во-первых, сохраняют черты достаточно древнего морфологического прототипа, а во-вторых, приобретают дополнительные морфофункциональные (часто узкоадаптивные) особенности (неотрихия и др.), определяемые относительно крупными размерами клещей при их обитании в различных почвенных горизонтах. Признаки постларвальных стадий, однако, реализуются в значительной степени на примитивной изначальной морфологии, типичной для всей этой группы тромбидиiformных клещей.

Таким образом, у краснотелок и близких групп в онтогенезе выражено очевидное противоречие: личинка, согласно логике раннего онтогенеза, могла бы и не питаться, но в связи с условиями позднего (постларвального) онтогенеза, вынуждена это делать, причем, как известно, достаточно интенсивно, переходя к паразитизму.

Крупные и часто гигантские (до 1 см в длину тропических представителей *Trombidiidae*) взрослые клещи по-прежнему откладывают относительно мелкие яйца, обогащенные желтком, что из поколения в поколение воспроизводит описанную схему онтогенеза. Прimitивный морфологический прототип взрослой формы еще более стабилизировался и даже приобрел черты явного и сильного вторичного упрощения под влиянием исключительно благоприятной пищевой специализации к яйцам насекомых, будь то в водной, как у водяных клещей, или в наземной, как у остальных групп, средах, что, по-видимому, исключительно свойственно всем *Parasitengona*. Внекишечное пищеварение, развившееся вследствие крайне выраженной преадаптации этой ветви *Actinedida* к питанию белковой (животной) диетой (Беклемищев, 1970), способствовало гипертрофии ряда органов (средняя кишка), увеличению массы и размеров тела, но без выработки каких-либо филогенетически прогрессивных признаков. Короче: на фоне разделения пищевого поведения и специализации между ранними и поздними стадиями онтогенеза, произошла стабилизация консервативно-упрощенной морфологии прежде всего взрослой стадии развития, которая окончательно закрепилась вследствие исключительной адаптивной значимости перечисленных черт организации этих клещей при их обитании в консервативных, с точки зрения темпов эволюции, условиях (почва).

Другие группы акариформных клещей за пределами *Parasitengona* обнаруживают иной характер пищевых специализаций и адаптаций, прежде всего взрослой стадии развития, а отсюда — и другой тип онтогенеза и морфологии. Таким образом, как мы выяснили, характер онтогенеза, а вместе с ним и наблюдающаяся морфологическая организация, определяются характером пищевой специализации взрослой стадии развития, в основе чего лежит та или иная морфобиохимическая преадаптация различных групп, или эволюционных направлений, внутри отряда *Acariformes*. Не исключено, что данный постулат будет справедлив и для других групп членистоногих. При этом личинка с ее специфическими признаками, целиком обслуживающая задачи онтогенеза, не может тем не менее выйти далеко за рамки линейной модели развития (Cohen, Massey, 1983) и, следовательно, не имеет сколько-нибудь выраженного самостоятельного значения в филогенезе группы, за исключением гипотетических случаев гибридизации (Williamson, 1993). Поэтому признаки гетероморфных личинок паразитенгон, какими бы отличными от имагинальных признаков не казались, отражают в основном лишь адаптивно-функциональные свойства этой стадии развития и носят характер тактических вариаций онтогенеза (Иванова-Казас, 1997). Самостоятельная эволюция этих признаков, что могло бы обозначать независимое эволютирование личиночной (как и любой другой) фазы или стадии развития, имеет, по-видимому, весьма ограниченный характер и должна рассматриваться в рамках общего хода и задач онтогенеза, эволюционирующего всегда как целое (Шмальгаузен, 1982).

По всей видимости, внутри подотряда *Actinedida* существует несколько эволюционных направлений, демонстрирующих разные типы исходной пищевой специализации и преадаптации, а следовательно, различные типы морфологического выражения тех или иных признаков и всего онтогенеза, наблюдающиеся в настоящую историческую эпоху. При этом у *Parasitengona* наиболее зримо проявляется взаимозависимость между характером морфофизиологической организации взрослой стадии и паразитическим образом жизни и питанием личинки, как более эффективным и часто вынужденным. В нынешний период эта взаимозависимость вполне закрепилась, тесно взаимосвязана с покоящимися регрессированными нимфаальными стадиями и оптимизирует, и стабилизирует онтогенез («*developmental canalization*») (Newell, 1971; Kethley, 1991).

ФЕНОМЕН «ЭМБРИОНИЗАЦИИ», ГЕТЕРОМОРФИЗМ ЛИЧИНОК И ХАРАКТЕР ОНТОГЕНЕЗА

Обогащение яйца желтком считается магистральным эволюционным процессом у клещей, в частности у Acariformes и Actinedida (Вайнштейн, 1978; Ситникова, 1978; Иванова-Казас, 1979, и др.). Проявляется эта тенденция, однако, на разной частной морфологической основе и при условиях различных характеров рецентных онтогенезов. У *Parasitengona*, например, при чрезвычайно благоприятных морфологических предпосылках к эффективной аккумуляции желтка в созревающих ооцитах (близость объемного среднего отдела кишечника с большим количеством запасных питательных веществ — источников желточных протеинов) (Shatrov, 1997) и при выраженной редукции предличинки в онтогенезе, этот процесс тем не менее не может иметь следствием непитающуюся личинку, так как это нарушило бы весь ход индивидуального развития. Иными словами, редукция предличинки здесь, а точнее ее степень, что есть выражение тенденции к эмбрионизации, и является следствием обогащения яиц желтком, выполняет лишь вполне определенную онтогенетическую задачу — обеспечить активную личинку питающими веществами настолько, чтобы она могла в течение срока послепиночного развития отыскать подходящего прокормителя. Таким образом, у этой группы клещей разница в пищевом поведении личинки и взрослой фазы обеспечивает определенную заданную степень эмбрионизации и всех сопутствующих ей морфофизиологических проявлений.

В тех группах, где такой разницы нет, т. е. в случае сходного типа питания как личинок, так и взрослых клещей, вполне вероятно ожидать выявление в той или иной степени менее редуцированных или даже активных предличинок, даже при достаточном обогащении яиц желтком, как это видно на примере некоторых представителей сем. Anystidae (Otto, Olomski, 1994; Otto, 1997). Следовательно, можно предположить, что теоретически в рамках Actinedida активные предличинки возможны у тех групп, где разница в пищевой специализации у личинок и взрослых клещей незначительна либо не выражена. С другой стороны, это же свойство определяет принципиальную возможность полной эмбрионизации первой личиночной стадии или же значительной к этому тенденции и вылупление уже активных личинок в случаях, когда у предличинок отсутствует необходимость в выполнении определенных онтогенетических задач. Последнее, возможно, отчасти реализуется в подотрядах Acaridida и Oribatida, где предличинки значительно регрессированы или даже отсутствуют (Ланге, 1960; Ситникова, 1960; Grandjean, 1962; Lions, 1973; Travé, 1976; Fain, Herin, 1979). У *Parasitengona*, наоборот, степень редукции предличинок, или так называемой «эмбрионизации», представляется жестко фиксированной вследствие устоявшихся характера питания и всего онтогенеза в целом.

Затрагивая явление эмбрионизации, анализ которого может составить предмет специального исследования, необходимо все же в рамках настоящей работы конкретизировать некоторые понятия и более четко расставить акценты. Это тем более важно, что, во-первых, в акарологии нет единого представления относительно объема этого процесса, а, во-вторых, у клещей он отличается по сути от того явления, которое имеет место у более высокоорганизованных животных, в частности позвоночных, но обозначается сходным названием.

Согласно Шмальгаузену (1982) под «эмбрионализацией» понимается процесс образования сложного эмбриона для более эффективных дифференциации, корреляции, а также защиты, т. е. в целях более эффективного и сложного развития, в отличие от личиночного развития, при котором дифференцированные ткани и органы формируются очень рано в индивидуальном развитии, что определяется бедностью яйца желтком.

В акарологии под «эмбрионизацией» понимают сокращение онтогенеза за счет протекания под яйцевыми оболочками ранних стадий развития и вылупление из яйца организма на более поздних стадиях (Вайнштейн, 1978), при этом собственно

развитию эмбриона здесь отводится второстепенная роль. Вместе с тем относительно характера этого процесса имеются две полярные точки зрения. Согласно одной, прогressiveивная эмбрионизация приводит к эмбриональным линькам и к выходу из яйца организмов на все более продвинутых стадиях развития (Ситникова, 1978). Вследствие этого онтогенетический уровень предличинки и личинки изменчив, тогда как у тритонимфы и взрослой особи он стабилен. В соответствии с другой, наоборот, ювенилизация приводит к половой зрелости на все более ранних стадиях развития — от дейтонимфы до предличинки, тогда как эмбрионизация ограничена только предличинкой и не затрагивает последующие стадии, вследствие чего постэмбриональное развитие Acariformes сохраняет характер типичного, хотя и неполного анатомофоза (Ланге, 1960; Вайнштейн, 1977, 1978), а онтогенетический уровень половозрелой фазы изменчив. При этом различают две независимые формы эмбрионизации: желточную (лецитальную) и утробную (утеральную) (Ланге, 1960).

Эти положения, однако, нуждаются в настоящее время в тщательном анализе и переосмыслении прежде всего на основе данных тонких морфологических исследований. Несмотря на то что процессы формирования предличинки, а также превращения предличинки в личинку (линька предличинки) часто скрыты под яйцевой оболочкой, как личинка, так и предличинка в силу наличия собственной кутикулы, прилежащей к поверхностному эпителиальному пласту, должны быть признаны индивидуальными стадиями постэмбрионального развития (Шатров, 1993), однако частично или даже полностью находящимися в состоянии *pharate* (Hinton, 1973, 1976). Это очевидно для всех тех групп членистоногих, в том числе клещей, где происходит формирование предличиночной кутикулы за счет деятельности клеток эктодермального или уже гиподермального пласта, как в случае краснотелок, вне зависимости от наличия и целостности оболочки яйца. Иными словами, если оболочка яйца скрывает стадию развития, имеющую собственную кутикулу, то это уже не эмбрион, а фарматный период (Hinton, 1973, 1976), в данном случае предличиночной стадии. Во многих группах клещей предличинка имеет только фарматный период, т. е. целиком скрыта под яйцевой оболочкой. При этом ясно, что рассматриваемые процессы не отвечают в прямом смысле понятиям «эмбриональная линька» и «эмбрионизация», употребление которых возможно только после тщательного анализа тех явлений, которые происходят при формировании кутикулярного слоя клетками эктодермы и в последующий период при смене этого кутикулярного слоя. В самом деле, разве может эмбрион иметь собственную кутикулу, тождественную кутикуле ранее активной стадии индивидуального развития, а смена этого кутикулярного покрова разве может рассматриваться в качестве настоящей эмбриональной линьки, чему пока нет исчерпывающе удовлетворительного определения? Говорить об истинной эмбрионизации, на наш взгляд, можно лишь в том случае, когда предличинка морфологически отождествляется с эмбрионом и неотделима от него, чего в действительности пока не удалось с достоверностью показать ни для одной из групп ныне живущих тромбидиформных клещей (André, 1992).

Предличинка как специфическая стадия утилизации эмбрионального желтка в онтогенезе большинства групп тромбидиформных клещей оказывается пока необходимой в общем ходе их индивидуального развития, как и активная личинка. Поэтому можно сказать, что степень редукции, или иначе характер выражения предличинки, целиком определяется (диктуется) потребностями онтогенеза в каждой конкретной группе клещей. Не предличинка или другие стадии определяют тот или иной способ реализации онтогенеза, а именно характер и магистральные пути онтогенезов в данную историческую эпоху определяют то или иное выражение предличинки, как и других стадий индивидуального развития. При этом за предличинкой уместно сохранить наименование плодного (*foetal*) возраста, или стадии (Canard, Stockmann, 1993), исключив из рассмотрения ее предполагаемый эмбриональный характер.

Еще раньше редукции предличинки, процесс измельчания обогащенных желтком яиц и соответственно условия раннего эмбриогенеза приводят к гетероморфизму активной личинки (Дубинин, 1959), значение которой в индивидуальном развитии клещей, особенно у *Parasitengona*, трудно переоценить (Шатров, 1995). При этом происходит закладка гребневидной кутикулы, призванной компенсировать разницу в размерах между ранними и более поздними стадиями онтогенеза в процессе паразитического образа жизни и питания личинок.

ХАРАКТЕР МОРФОЛОГИЧЕСКОГО ВЫРАЖЕНИЯ ПРИЗНАКОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ И ТО, ЧТО ПОНИМАЕТСЯ ПОД МЕТАМОРФОЗОМ

Несмотря на очевидность онтогенетического статуса предличинки клещей, не все вопросы оказываются до конца разрешенными. Так, в последнее время было высказано парадоксальное суждение о том, что предличинка, в частности у тромбидиформных клещей, — это не регрессированный возраст, а эмбриональная стадия, морфологическое проявление которой выражает тенденцию эмбриона к развитию, причем признаки, наблюдаемые у предличинок разных групп (конечности, волоски и т. д.), не «уже редуцировались», а «еще не развились» (Otto, 1997). Получается, таким образом, что активная предличинка, например у некоторых *Anystidae* (Otto, Olomski, 1994; Otto, 1997), — это не активная, но в данном случае непитающаяся стадия постэмбрионального развития, а бегающий эмбрион. В этой связи, однако, необходимо оговориться, что, с онтогенетической точки зрения, упоминавшиеся признаки предличинки как первой стадии развития действительно еще не развились и являются зачаточными, за исключением ряда специальных структур, играющих адаптивную роль при обитании под оболочкой яйца. С филогенетической точки зрения, основные признаки предличинки уже редуцировались и являются регрессированными, как и признаки покоящихся нимфальных стадий паразитенгон. В онтогенетическом выражении признаки протонимфы являются зачаточными для этой фазы развития (нимфальной фазы в целом), тогда как признаки тритонимфы всегда регрессированы, так как не содержат в себе нового морфогенетического потенциала. Согласно представлению Otto (Otto, 1997) так называемые «эмбриональные» признаки неактивных предличинок рода *Bechsteinia* (*Anystidae*, *Erythrocariinae*), не успев развиться, уже редуцировались в благоприятных условиях обитания, т. е. предличинка не достигла активности, наблюдающейся у некоторых других представителей подсемейства, чего в действительности происходит не может.

Основное отличие истинных куколок, наблюдающихся при метаморфозе насекомых, от покоящихся стадий *Actinedida*, которых морфологически и экологически отождествляли (Ланге, 1960), как раз и заключается в том, что куколки, выражая идею трансформации, не могут быть активной стадией развития, тогда как покоящиеся стадии клещей обладали активностью в определенный, более ранний исторический период. Метаморфоз — есть сжатие развития под давлением среды при условии морфологического и экологического различий между личинкой и взрослым насекомым (Sehnal, 1985). Неподвижность куколки, возникшая на основе этого различия и приведшая к ограничению ее связей с внешней средой, обеспечивает дальнейшую дивергентную адаптацию личинок и взрослых стадий развития. Таким образом, если фаза куколки, ограниченная одним возрастом, — это дополнительная вставочная стадия, разделяющая все более экологически дивергирующие стадии личинки и имаго, объединенные тем не менее в одну историю жизни (Williamson, 1992), то покоящиеся стадии тромбидиформных клещей — это убывающие, исчезающие стадии и ничего более. Иными словами, куколка — это прогрессирующая стадия, обеспечивающая развертывание имагинальных признаков и совершающаяся вместе с прогрессом группы по освоению новых сред обитания. Предличинка,proto- и тритонимфа *Parasitengona* и

ряда других групп — это регрессирующие стадии, но также выражают эволюционный прогресс группы по сокращению и оптимизации онтогенеза, осуществляющегося в одних и тех же неизменных условиях обитания. Таким образом, здесь мы видим две совершенно различные эволюционные тенденции.

Необходимо сделать пояснение, что линочные процессы, или линьки, опосредующие эти явления смены стадий в ходе онтогенеза, есть функция цикличности в деятельности покровной ткани. Показано, что аполизис, с которого начинается линочный процесс, происходит именно тогда, когда микроворсинки с электронноплотными пятнами (*plaques*) под апикальной плазматической мембраной, которые опосредуют формирование новых слоев кутикулы, временно редуцируются (Locke, Huie, 1979). Отсюда следует, что количество стадий в онтогенезе должно быть генетически запрограммировано в функциях покровной ткани. У высших животных, а также насекомых эти процессы, кроме того, обусловлены гормональной регуляцией.

Большое число стадий (возрастов) исключает идею метаморфоза и существенной разницы между личиночными и имагинальной стадиями, поскольку метаморфоз — это сжатие и сокращение длительного развития до одного куколочного возраста (Sehnal, 1985). Наблюданное различие между личинкой и взрослым организмом, например у голометаболических насекомых, едва ли было бы преодолено, прежде всего с экологической точки зрения, если бы метаморфоз не был бы ограничен одним возрастом. Между тем известно, что у клещей не наблюдается ни одного внутреннего признака, свойственного исключительно личинке (Grandjean, 1938), т. е. личинка по своим основным характеристикам тождественна взрослым клещам, какими бы различными эти стадии ни казались. С другой стороны, разница между личиночными и взрослыми возрастами у насекомых не могла бы возникнуть, если бы не развитие метаморфоза и совершенствование куколочной стадии, относительно независимой от внешней среды и не связанной с процессами питания.

Таким образом, рассмотренный нами тип индивидуального развития клещей-паразитенгон совершенно естественно вытекает из стратегических задач выживания и процветания данной группы при условиях обитания ее представителей как в наземной, так и в водной средах и реализуется на основе исходного для Acariformes онтогенеза, включающего шесть постэмбриональных стадий. Любое изменение этих стадий происходит согласованно, определяется и строго связано всем ходом развития, исходной морфологической основой и морфогенетическими корреляциями в процессе онтогенеза.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование онтогенеза у тромбидиформных клещей, как мы убедились, предъявляет исследователю требование тщательного анализа тонких процессов индивидуального развития и обязательного выявления наличествующих скрытых стадий (*calyptostase*) и их онтогенетической расшифровки путем использования тонких инструментальных методов исследования, таких как электронная микроскопия (André, 1992). В ряде случаев только подобные методы позволяют выявить кутикулярные линочные оболочки эмбрионизированных или скрытых стадий, что часто является единственным доказательством их существования в онтогенезе, и провести детальную оценку их онтогенетического значения. Вместе с тем совершенно необходим также эколого-физиологический анализ механизма развития, без которого полученные морфологические данные могут получить неправильную интерпретацию. Поэтому априорно и однозначно решить вопрос о характере онтогенеза в той или иной группе клещей или тем более у всех клещей в целом в настоящее время в связи с крайней бедностью фактических данных не представляется возможным. Принимая во внимание чрезвычайное биологическое раз-

нообразие акариформных клещей, можно допустить, что природа и содержание онтогенезов в разных группах будут значительно варьировать, как это видно хотя бы на примере групп Nanorchestidae (Kethley, 1991), Tydeidae (Кузнецов, 1980), Ereyenetidae (Fain, 1972; Baker, 1973; André, Fain, 1991; André, 1992), а также Parasitengona. Выяснение и познание различных аспектов онтогенеза у клещей совершенно необходимо для расшифровки эволюционных взаимоотношений между их главнейшими филогенетическими направлениями, а также для обоснования их места в естественной системе организмов, что является в основном задачей будущего.

Благодарности. Исследование морфофизиологических особенностей онтогенеза у краснотелковых клещей и тромбидиид, а также теоретический анализ этих процессов стали во многом возможны и в настоящее время обеспечиваются благодаря финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 97-04-48977).

Список литературы

Беклемишев В. Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. 502 с.

Вайнштейн Б. А. Онтогенез и некоторые вопросы систематики акариформных клещей (Acariformes) // Зоол. журн. 1975. Т. 54, вып. 4. С. 526—532.

Вайнштейн Б. А. Эволюция онтогенеза акариформных клещей // Морфология и диагностика клещей. Л.: Наука, 1977. С. 5—16.

Вайнштейн Б. А. Система, эволюция и филогения тромбидиiformных клещей // Определитель обитающих в почве клещей. Trombidiformes. М.: Наука, 1978. С. 228—244.

Дубинин В. Б. Хелицероносные животные (подтип Cheliceroformata W. Dubinin nom. n.) и положение их в системе // Зоол. журн. 1959. Т. 38, вып. 8. С. 1163—1189.

Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Членистоногие М.: Наука, 1979. 224 с.

Иванова-Казас О. М. Стратегия, тактика и эволюция онтогенеза // Онтогенез. 1997. Т. 28, № 1. С. 31—40.

Кузнецов Н. Н. Адаптивные особенности онтогенеза клещей Tydeidae (Acariformes) // Зоол. журн. 1980. Т. 59, вып. 7. С. 1018—1023.

Ланге А. Б. Предличинка клещей Acariformes и ее особенности у палеакарид (Palaearcariformes) // Зоол. журн. 1960. Т. 39, вып. 12. С. 1819—1834.

Ситникова Л. Г. Предличинка у Oribatei // Паразитол. сб. Л. 1960. Вып. 19. С. 220—236.

Ситникова Л. Г. Основные направления эволюции клещей (Acari) и вопрос о их монофилии // Энтомол. обзор. 1978. Т. 57, вып. 2. С. 431—457.

Шатров А. Б. Некоторые проблемы онтогенеза тромбидиiformных клещей (Acariformes, Actinedida) // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 5. С. 377—387.

Шатров А. Б. Индивидуальное развитие и особенности его дифференциации у членистоногих // Энтомол. обзор. 1993. Т. 72, вып. 2. С. 441—455.

Шатров А. Б. Роль и место паразитизма в жизненной схеме краснотелковых клещей (Acariformes, Trombiculidae) // Энтомол. обзор. 1995. Т. 74, вып. 2. С. 467—479.

Шатров А. Б. (Shatrov A. B.). Vitellogenesis and egg-shell formation in ovipositing females of the trombiculid mite *Hirsutiella zachvatkini* (Schluger) (Acariformes: Trombiculidae) // Acarologia. 1997. Т. 38, fasc. 2. Р. 51—61.

Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избр. тр. М.: Наука, 1982. 383 с.

André H. M. Calyptostases as indicators of developmental constraints in mites and other arthropods // *Acarologia*. 1992. T. 33, fasc. 3. P. 223—231.

André H. M., Fain A. Ontogeny in the Tydeoidea (Ereynetidae, Tydeidae and Iolinidae) // In: F. Dusbabek, V. Bukva (eds). *Modern Acarology*. Vol. 2. Prague: Academia and SPB Academic Publishing bv, The Hague. 1991. P. 297—300.

Baker R. A. Notes on the internal anatomy, the food requirements and development in the family Ereynetidae (Trombidiformes) // *Acarologia*. 1973. T. 15, fasc. 1. P. 43—52.

Böttger K. The general life cycle of fresh water mites (Hydrachnellae, Acari) // *Acarologia*. 1977. T. 18, fasc. 3. P. 496—502.

Canard A., Stockmann R. Comparative postembryonic development of Arachnids // *Mem. Queensl. Mus.* 1993. Vol. 33, N 2. P. 461—468. (Proc. 7th Intern. Congr. Arachnology).

Cohen J., Massey B. D. Larvae and the origins of major phyla // *Biol. J. Linn. Soc.* 1983. Vol. 19, N 4. P. 321—328.

Fain A. Développement postembryonnaire chez les Acariens de la sous-famille Speleognathinae (Ereynetidae: Trombidiformes) // *Acarologia*. 1972. T. 13, fasc. 4. P. 607—614.

Fain A., Herin A. La prélarve chez les Astigmates (Acari) // *Acarologia*. 1979. T. 20, fasc. 4. P. 506—571.

Grandjean F. Sur l'ontogenie des Acariens // *C. R. Acad. Sci. Paris*. 1938. T. 206, N 4. P. 146—150.

Grandjean F. Prélarves d'Oribates // *Acarologia*. 1962. T. 4, fasc. 3. P. 423—439.

Hinton H. E. Neglected phases in metamorphosis: a reply to V. B. Wigglesworth // *J. Ent. (A)*. 1973. Vol. 48, part 1. P. 57—68.

Hinton H. E. Notes on neglected phases in metamorphosis, and a reply to J. M. Whitten // *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 1976. Vol. 69, N 3. P. 560—566.

Kethley J. B. Acariformes. Prostigmata // In: S. P. Parker (ed.). *Synopsis and Classification of Living Organisms*. Vol. 2. London: McGraw-Hill, 1982. P. 117—145.

Kethley J. B. The prelarva of *Alycus roseus* Koch (Bimichaeliidae: Acariformes: Acari) // *Can. J. Zool.* 1990a. Vol. 68, N 5. P. 1058—1061.

Kethley J. B. Acarina: Prostigmata (Actinedida) // In: D. L. Dindal (ed.). *Soil Biology Guide*. John Wiley & Sons, Inc., 1990b. P. 667—756.

Kethley J. B. Calyptostasic nymphs of *Neonanorchesetes* (Nanorchestidae): A third example of alternating calyptostasy // In: F. Dusbabek and V. Bukva (eds). *Modern Acarology*. Vol. 2. Prague: Academia and SPB Academic Publishing bv, The Hague, 1991. P. 279—282.

Knülle W. Primitivstruktur und Evolution einiger Charaktere der Acariformes // *Zool. Anz.* 1961. Bd 167, Hf. 1, 2. S. 10—15.

Lions J.-Cl. Quelques prélarves nouvelles d'Oribates // *Acarologia*. 1973. T. 15, fasc. 2. P. 356—370.

Locke M., Huie P. Apolysis and the turnover of plasma membrane plaques during cuticle formation in an insect // *Tissue and Cell*. 1979. Vol. 11, N 2. P. 277—291.

Newell I. M. The protonymph of *Pimeliaphilus* (Pterygosomatidae) and its significance to the calyptostases in the Parasitengona // In: M. Daniel, B. Rosicky (eds). Proc. 3rd Intern. Congr. Acarol. Prague: The Hague. 1971. P. 789—795.

Otto J. C. Observations on prelarvae in Anystidae and Teneriffiidae // In: R. Mitchell, D. J. Horn, G. R. Needham and W. C. Welbourn (eds). *Acarology IX*, Proceedings (IX Intern. Congr. Acarology). Columbus: Ohio Biol. Survey, 1997. P. 343—354.

Otto J. C., Olomski R. Observations on a motile prelarva in *Chaussieria venustissima* (Berlese, 1882) (Acari: Anystidae), with a description of the larva // Can. J. Zool. 1994. Vol. 72, N 2. P. 287—292.

Reuter W. Zur Morphologie und Ontogenie der Acariden // Acta Soc. Sci. Fenn. 1909. Bd 36, Hf. 4. S. 1—287.

Schuster R., Pötsch H. Another record of an active prelarva in mites // In: G. P. Channabasavanna and C. A. Viraktamath (eds). Progress in Acarology. Vol. 1. New-Delhi: Oxford and IBH Publishing Co, 1988. P. 261—265.

Sehnal F. Growth and life cycles // In: G. A. Kerkut and L. I. Gilbert (eds). Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology. Vol. 2. N.Y.—London: Pergamon Press, 1985. P. 2—86.

Traité J. Les prelarves d'Acariens. Mise au point et données récentes // Rev. Ecol. Biol. Sol. 1976. T. 13, fasc. 1. P. 161—171.

Williamson D. I. Larvae and Evolution: Toward a New Zoology. N. Y.: Chapman and Hall, 1992. 223 p.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 3.02.1998

ECOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL ANALYSIS OF ONTOGENESIS IN PARASITENGONA MITES (ACARIFORMES: PARASITENGONA)

A. B. Shatrov

Key words: ontogenesis, evolution, prelarva, feeding specialization, Parasitengona.

SUMMARY

The purpose of this communication is to provide a combined, morphophysiological and ecological analysis of ontogenesis in Parasitengona mites that is characterized by the phenomenon of «alternating calyptostasy» (Kethley, 1991). The enrichment of eggs in yolk and the progressive embryonization of prelarvae represent the evolutionary tendency of accelerated development, that theoretically could lead to a complete loss of capability to feed at the larval phase. Indeed, the trombiculid mite larvae (Trombiculidae) undergo the post-moult development and completely utilize the masses of embryonic yolk in the giant mid-gut cells. Theoretically, this situation may lead to the quite moderate feeding of larvae that may be seen in some other groups of the Acariformes. Nevertheless, it does not take place because it is necessary for larvae to reach, during their feeding, the large sizes of deutonymphs and adult mites, which reproduce a conservative morphological prototype with apparent secondary simplification. This is a result of the finest preadaptation of these mites to the animal carnivorous diet and of the following specialization of the active post-larval instars to the egg-feeding on insect preys. The extra-oral digestion and the favourable specialization have provoked the hypertrophy and closing of the mid gut and the final stabilization of the conservative morphology. Thus, the differences between the early and the late stages of mite development in their sizes and the feeding specialization of postlarval stages lead to the following ontogenetic steps in recent parasitengona groups. The prelarva is a specialized instar for the utilization of the embryonic yolk with fixed ontogenetic status. The larva is the first active instar which feeds superfluously and reaches, during its effective parasitic feeding, the approximate sizes of postlarval stages due to the ingestion of large masses of the liquid food. It has an inevitable result of the non-feeding and the gradual regression of the protonymph instar. The tritonymph instar reduces synchronously with protonymph that obviously indicate the concordant evolution of the whole ontogenesis as a separate

evolutive unit. The latter takes place entirely within the soil and litter, the environment with a quite low degree of the different evolutive trends. The free-living deutonymphs and adult mites remain as active instars and are reserved in ontogenesis for feeding and reproducing small eggs riched in yolk. These complex factors are supposedly interknitted in the real course of the «accelerated development» (Kethley, 1991).